植物分类学报
第21卷 第4期 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA 1983年11月

裸子植物的生化系统学(一)
——松科植物的过氧化物酶*

胡志昂 王洪新 阎龙飞**
(中国科学院植物研究所)

摘 要

用聚丙烯酰胺凝胶电泳分析了松科全部10属59种又A变种的过氧化物酶。尽管个别种在种内酶谱有变化，但每个种仍有足以与其他种区分的特征性酶谱。我们定义“两分类群总带数除两分类群不相同带数”为“酶谱距离”，作为属间和种间酶谱分歧的数量指标。松科各属内平均酶谱距离与Prager等(1976)报道的抗原距离以及各属的化石历史基本一致。落叶松属、雪松属、金钱松属发生最晚，云杉属等次之，松属最为古老。分子证据支持属和亚科的划分。对比杨属的数据，说明过氧化物酶进化有稳定速率。文章最后讨论了酶谱资料在研究植物形态进化和分子进化中的作用。

松科是一个相当“自然”的科，分类学上意见分歧较少。松科植物具有很大的经济价值和生态意义，所以不仅是形态解剖，而且有不少化学和生物化学及遗传学的研究[6,9,18-20]。白云杉 (*Picea glauca*)[8]、长叶松 (*Pinus palustris*) 和火炬松 (*P. taeda*)[22]、花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*)[16] 的过氧化物酶已有遗传分析。 松科植物进化上的保守性引起进化学家的重视，不失为研究分子进化的好材料[20]。

本文报道松科全部10属、59种、4变种植物的过氧化物酶。结合血清学[20]、化学[18]、化石资料[7]讨论了有关进化问题。

一、材料和方法

所分析的针叶过氧化物酶谱的松科各种，按照郑万钧、傅立国系统[2]列于表1。预备实验证明，剪下的枝叶插在自来水中一个月或进一步在 −20℃ 长期储存不影响酶谱。

酶提取液的制备基本上用 Snyder 和 Hamaker[22] 方法。聚丙烯酰胺凝胶电泳和过氧化物酶的显色同前报道[4]。

种间、属间酶谱的比较采用了类似 Vaughan[23] 的方法。但为了和 Prager 等[20]的松科血清学研究所用的“抗原距离”相参照，我们规定“酶谱距离”如下：

$$\text{酶谱距离}=\frac{\text{两分类群不相同酶带数}}{\text{两分类群酶带总数}}$$

* 本工作得到汤佩松、王伏雄二位先生的鼓励；本所董保华、周多俊、臧淑英，杭州植物园俞仲辂，内蒙古林业科学院童成仁，南京林产工业学院黄敏仁，庐山植物园朱国芳、李华等同志为本研究提供材料，在此一并致谢。

** 张宝田同志参加部分工作。

酶谱距离和 Vaughan[23] 的百分比相似性有关，两者之和为 1。百分比相似性表示两分类群的亲缘，酶谱距离作为两分类群分歧的数量指标。

二、结　果

1. 酶谱的稳定性。表 1 所列的种有相当一部分取自两个或两个以上地点，包括生境

表 1　用于分析的植物名录

Table 1　Plant catalog used to analyse

名　称	学　名	名　称	学　名
油杉属	**Keteleeria** Carr.	落叶松属	**Larix** Mill.
云南油杉	*K. evelyniana* Mast.	红杉	*L. potaninii* Batalin
铁坚油杉	*K. davidiana* Beissn.	新疆落叶松	*L. sibirica* Ledeb.
青岩油杉	*K. davidiana* var. *chien-peii* Cheng et L. K. Fu	华北落叶松	*L. principis-rupprechtii* Mayr
		落叶松	*L. gmelini* Rupr.
江南油杉	*K. cyclolepis* Flous	黄花落叶松	*L. olgensis* Henry
冷杉属	**Abies** Mill.	欧洲落叶松	*L. decidua* Mill.
鳞皮冷杉	*A. squamata* Mast.	日本落叶松	*L. kaempferi* Carr.
日本冷杉	*A. firma* Sieb et Zucc.	金钱松属	**Pseudolarix** Gord.
杉松	*A. holophylla* Maxim.	金钱松	*P. amabilis* Rehd.
苍山冷杉	*A. delavayi* Franch.	雪松属	**Cedrus** Trew.
朝鲜冷杉	*A. koreana* Wils.	雪松	*C. deodara* Don.
黄杉属	**Pseudotsuga** Carr.	北非雪松	*C. atlantica* Manetti.
黄杉	*P. sinensis* Dode	松属	**Pinus** L.
华东黄杉	*P. gaussenii* Flous	红松	*P. koraiensis* Sieb et Zucc.
花旗松	*P. menziesii* Franco	新疆五针松	*P. sibirica* Mayr.
铁杉属	**Tsuga** Carr.	华山松	*P. armandi* Franch
铁杉	*T. chinensis* Pritz.	乔松	*P. griffithii* McClelland
南方铁杉	*T. chinensis* var. *tchekiangensis* Cheng et Fu	北美乔松	*P. strobus* L.
		日本五针松	*P. parviflora* Sieb et Zucc.
银杉属	**Cathaya** Chun et Kuang	白皮松	*P. bungeana* Zucc ex Endl.
银杉	*C. argyrophylla* Chun et Kuang	赤松	*P. densiflora* Sieb et Zucc.
云杉属	**Picea** Dietr.	欧洲赤松	*P. sylvestris* L.
云杉	*P. asperata* Mast.	长白松	*P. sylvestris* var. *sylvestriformis* Cheng et Chu
红皮云杉	*P. koraiensis* Nakai		
白扦	*P. meyeri* Rehd et Wils.	樟子松	*P. sylvestris* var. *mongolica* Litv.
青海云杉	*P. crassifolia* Kom.	油松	*P. tabulaeformis* Carr.
青扦	*P. wilsonii* Mast.	云南松	*P. yunnanensis* Franch
大果青扦	*P. neoveitchii* Mast.	南亚松	*P. lateri* Mason
雪岭杉	*P. schrenkiana* Fisch et Mey.	马尾松	*P. massoniana* Lamb.
欧洲云杉	*P. abies* Karst.	黄山松	*P. taiwanensis* Hayata
日本云杉	*P. polita* Carr.	黑松	*P. thunbergii* Parl.
川西云杉	*P. likiangensis* var. *balfouriana* Hiller ex Slavin.	海岸松	*P. pinaster* Ait.
		长叶松	*P. palustris* Mill.
紫果云杉	*P. purpurea* Mast.	西黄松	*P. ponderosa* Dogl. ex Law.
鱼鳞云杉	*P. jezoensis* var. *microsperma* Cheng et L. K. Fu	火炬松	*P. taeda* L.
		湿地松	*P. elliottii* Engelm.
绿粉云杉	*P. pungens* var. *glauca* Beissner	刚松	*P. rigida* Mill
		北美短叶松	*P. bankiana* Lamb.

很不同的杭州和庐山，除红松（*Pinus koraiensis*）外，同一物种没有发现酶谱有质上的差别，这和杨属的情况类似[4]。例如银杉（*Cathaya argyrophylla*），四川南川县金佛山和湖南新宁县界福山采的针叶材料都取自大树，酶谱完全一样(见图版 1:图 1:8)；模式产地广西省龙胜县花坪林区的样品采自幼树，酶谱略有变化，最慢泳动的两条带较浅，带的位置和数目没有变化。59 个种里，红松是例外。图版 2：图 3:2 是大多数红松植株针叶的酶谱，图版 2:图 3:3，4 是少数个体的酶谱。尽管在种内不同个体间酶谱有质的差别，但从整个图版 2:图 3 看，红松的酶谱仍不难与其他种区别。

2. 各属内不同种之间的酶谱距离。图版 1：图 2:3，4 是雪松属（*Cedrus*）两个种的酶谱，没有区别。落叶松属（*Larix*）分析了 7 个种，分属红杉组和落叶松组，酶谱见图版 2:图 2:1—6。种间十分接近，只是新疆落叶松（*L. sibirica*）和落叶松（*L. gmelini*）的一些酶带活性较强。种间酶谱距离为 0。金钱松属（*Pseudolarix*）是单种属，酶谱见图版 1：图 2:2，与落叶松各种很接近，属间酶谱距离仅有 0.17。图版 2:图 2 还显示银杉、鸡毛松（*Podocarpus imbricatus*）、南方红豆杉（*Taxus chinensis*）和日本冷杉（*Abies firma*）的酶谱。尽管都是裸子植物，酶谱分歧很大，有的甚至没有相同的酶带，这更衬托出落叶松属内的一致。

黄杉属（*Pseudotsuga*）分析了 3 个种。华东黄杉（*P. gaussenii*）和花旗松的酶谱见图版 1:图 1:5，6。黄杉（*P. sinensis*）和华东黄杉没有显着酶谱差异。属内平均酶谱距离为 0.17。铁杉属（*Tsuga*）只分析了铁杉（*T. chinensis*）及其变种南方铁杉(图版 1：图 1:7)。酶谱距离仅 0.1。因分析种类太少，数据并不代表整个属的情况。油杉属（*Ketele-*

表 2　云杉属各种间酶谱距离

Table 2　Interspecific zymogram distances of genus *Picea*

名　称	欧洲云杉	红皮云杉	白扦	青海云杉	雪岭杉	青扦	日本云杉	川西云杉	绿粉云杉
欧洲云杉 *P. abies*	0	0.13	0.22	0.13	0.13	0.22	0.50	0.33	0.30
红皮云杉 *P. koraiensis*		0	0.40	0.13	0.13	0.30	0.30	0.38	0.44
白　扦 *P. meyeri*			0	0.43	0.14	0.22	0.50	0.29	0.50
青海云杉 *P. crassifolia*				0	0.25	0.30	0.45	0.25	0.44
雪岭杉 *P. schrenkiana*					0	0.13	0.40	0.14	0.22
青　扦 *P. wilsonii*						0	0.20	0.43	0.20
日本云杉 *P. polita*							0	0.55	0.45
川西云杉 *P. likiangensis*								0	0.44
绿粉云杉 *P. pungens*									0

eria）分析 3 个种 1 变种。云南油杉（*K. evelyniana*）和铁坚油杉（*K. davidiana*）的酶谱见图版：1:图 1:1，2。属内种间平均酶谱距离为 0.29。云杉属（*Picea*）分析 14 种，包括欧洲和美洲的种类，分别属云杉组、丽江云杉组和鱼鳞松组。其中 11 种的酶谱见图版 1：图 3。除青扦（P. wilsonii）和大果青扦（P. neoveitchii）的谱完全一样外，各种之间的酶谱距离见表 2。

表 3 松属单维管束亚属各种过氧化物酶酶谱距离*

Table 3 Interspecific zymogram distances of subgenus *Strobus*

名 称	北美乔松	红 松	新疆五针松	华山松	乔 松	日本五针松	白皮松	黄山松
北美乔松 *P. strobus*	0	0.88	0.86	0.83	0.71	0.63	0.40	0.67
红 松 *P. koraiensis*		0	0.50	0.71	0.78	0.70	0.71	0.89
新疆五针松 *P. sibirica*			0	0.20	0.75	0.50	0.67	0.75
华 山 松 *P. armandi*				0	0.71	0.60	0.83	0.75
乔 松 *P. griffithii*					0	0.56	0.83	0.75
日本五针松 *P. parviflora*						0	0.67	0.56
白 皮 松 *P. bungeana*							0	0.67
黄 山 松 *P. taiwanensis*								0

* 表中黄山松是作为双维管束亚属的代表参与比较。

表 4 松属双维管束亚属各种过氧化物酶酶谱距离

Table 4 Interspecific zymogram distances of subgenus *Pinus*

名 称	黄山松	油 松	云南松	刚 松	湿地松	火炬松	南亚松
黄 山 松 *P. taiwanensis*	0	0.25	0.29	0.25	0.33	0.30	0.29
油 松 *P. tabulaeformis*		0	0.38	0.33	0.22	0.33	0.22
云 南 松 *P. yunnanensis*			0	0.33	0.29	0.33	0.25
刚 松 *P. rigida*				0	0.50	0.22	0.25
湿 地 松 *P. elliottii*					0	0.33	0.17
火 炬 松 *P. taeda*						0	0.38
南 亚 松 *P. lateri*							0

属内各种间平均酶谱距离为 0.30。 银杉属（*Cathaya*）也是单种属，酶谱见图版 1：图 3:12，与云杉属各种最为接近。从图版 1：图 2，图版 2：图 1 和图版 2:图 2 看，银杉酶谱与雪松、松、落叶松各属差别较大。冷杉属（*Abies*）各种间分歧较大，5 个种平均酶谱距离为 0.44。其中日本冷杉（*A. firma*）和杉松(*A. holophylla*)的谱见图版 1:图 1:3，4。朝鲜冷杉（*A. koreana*）接近杉松，苍山冷杉（*A. delavayi*）接近日本冷杉。

松属（Pinus）是松科最大的属，我们分析了 22 种 2 变种。其中 12 种的酶谱见图版 2:图 3。特点是两亚属分歧较大，只有一条带是共同的。在酶谱中，所作的单维管束亚属各种都有比共同带电泳慢的酶，而所作的双维管束亚属各种只有电泳快的酶。表 3、表 4 分别列出单维管束亚属、双维管束亚属各种间酶谱距离。从表 3 可以看出单维管束亚属各种间分歧极大，平均酶谱距离为 0.67。双维管束亚属各种比较接近，从表 4 计算平均酶谱距离仅 0.30。有很多种有同样酶谱，如黄山松（*P. taiwanensis*）和马尾松（*P. massoniana*）(图版 2:图 1:7，8)，云南松（*P. yunnanensis*）和西黄松（*P. ponderosa*)。

3. 属间的比较。图版 1:图 1 和图版 1:图 2 是松科 10 属一些种的酶谱。表 5 是比较各属代表种得出属间酶谱的大致距离。 因为有些属内部分歧很大，不可能找到合适的种为代表，所以表 5 只是大致的距离。松科属间平均距离约为 0.45。

表 5　松科各属过氧化物酶谱大致距离

Table 5. Intergeneric zymogram distances of *Pinaceae*

属　名	油杉属	冷杉属	黄杉属	铁杉属	银杉属	云杉属	落叶松属	金钱松属	雪松属	松属
油杉属 *Keteleeria*	0	0.47	0.67	0.36	0.42	0.45	0.43	0.44	0.25	0.38
冷杉属 *Abies*		0	0.17	0.28	0.50	0.46	0.42	0.42	0.57	0.57
黄杉属 *Pseudotsuga*			0	0.56	0.43	0.71	0.43	0.43	0.57	0.57
铁杉属 *Tsuga*				0	0.73	0.40	0.50	0.50	0.50	0.50
银杉属 *Cathaya*					0	0.20	0.33	0.33	0.33	0.50
云杉属 *Picea*						0	0.67	0.67	0.25	0.55
落叶松属 *Larix*							0	0.17	0.27	0.63
金钱松属 *Pseudolarix*								0	0.33	0.63
雪松属 *Cedrus*									0	0.50
松　属 *Pinus*										0

三、讨　　论

1. 酶谱的稳定性问题。 酶谱资料应用于种内各群体基因频率变化研究[10,11]及应用于

裸子植物都有大量报道[9,10]，但研究种以上分类群的报道很少，主要原因是如何处理种内的变化。从上述松科过氧化物酶资料看，除红松外，绝大多数种类酶谱是稳定的。即使有红松的这种种内变化，各个物种仍有其特征性酶谱足以与其他种区别。红松出现种内酶谱变化并非偶然，因为松属是松科里分歧最大的属，种间酶谱距离平均高达 0.67。

2. 属内各种间平均酶谱距离和属的历史。松科各属有自己的酶谱式样，但更显目的是不同属间有显著不同的种间平均酶谱距离。落叶松属和松属是两个极端。这两个属分析的种数较多，有足够的代表性。落叶松属 7 种分别属于 2 组，酶谱几乎完全一样，酶谱距离为 0。Prager 等 (1976)[20] 提取各种松科植物种子的蛋白，制备抗血清，进行双向扩散和免疫电泳。他们报道落叶松（日本落叶松 L. kaempferi、落叶松和 *Larix laricina*）之间抗原距离为 0，就是说用血清学方法不能区别这三个种。Niemann[18]分析了 10 种落叶松（包括本文分析的欧洲落叶松、落叶松、日本落叶松、新疆落叶松和红杉）的单酚和黄酮，也几乎完全一样。这三方面的资料完全一致，表明落叶松属内没有可检测的分子变化。落叶松属各种在形态上有差别，以枝的颜色、球果大小和形状、苞鳞和种鳞的性状相互区分。这些形态性状也正是松科其他属的分种标准[2]。因此，落叶松属和松科其他属一样，都有平行的形态分歧或形态进化。而松属，各个种只有一条共同的带，酶谱平均距离高达 0.67。Prager 等[20]报道松属内抗原距离最大为 2.3，代表蛋白质中氨基酸顺序有 8% 的差别，也是松科中分歧最大的。但是，他们只分析了 11 种。尤其是酶谱分歧最大的单维管束亚属只分析了近缘的两个种。因此我们认为松属种子蛋白实际分歧比他们估计的还要大。通过对比松属和落叶松属，说明松科植物的分子进化和形态进化是不平行的。

表 6 松科各属的进化

Table 6 Molecular evolution of *Pinaceae*

属名	地质年代[7]	抗原距离[20]	酶谱距离
落叶松属 *Larix*	中新世	0	0
雪松属 *Cedrus*		—	0
黄杉属 *Pseudotsuga*	渐新世	—	0.17
油杉属 *Keteleeria*		—	0.29
铁杉属 *Tsuga*	始新世	1.0	—
冷杉属 *Abies*		—	0.44
云杉属 *Picea*	古新世、晚白垩纪	<0.5	0.30
松属 *Pinus*	早白垩纪	2.3	0.67

我们把松科各属的抗原距离[20]、酶谱距离和化石资料[7]作一比较列于表 6。

从表 6 不难看出，除云杉属外，各属的抗原距离和酶谱距离和该属历史有关；进化历

史越长，属内分子变化越大。表 6 也说明松科分子进化速度是稳定的，这正是分子进化的特点[24]。过氧化物酶进化速度不同于种子蛋白抗原性进化的速度，因为不同蛋白质有不同的突变速率[13,14]。

我们从杨属资料[4]，计算出属内平均酶谱距离为 0.60。已知杨属的化石最早见于晚白垩纪赛诺曼期[1]，距今一亿年。说明裸子植物形态虽比较保守，但过氧化物酶的进化速度和被子植物杨属近似。根据酶谱变化仅是时间的函数，可以从属内平均酶谱距离估计该属发生的大致地质年代。

不同于分子进化，形态进化速度是不稳定的，受环境制约。落叶松属是发生最晚的松柏类，化石最早见于中新世之后。虽然过氧化物酶、种子蛋白和酚类还没有变异，但形态上分出很多种。这类似于脊椎动物的灵长目[15]，巨大的形态变化不能用测不到的分子进化来解释。松属则类似于蛙目[5]，形态变异虽小，但蛋白质氨基酸顺序却产生很大变异。松科资料证明形态进化和分子进化是不同性质的进化。

3. 属间的距离和单种属的系统地位及亚科的划分。表 6 只列出 8 个属，金钱松属和银杉属都是单种属，无种间酶谱距离可言。但可以从属间距离（表 5）来分析其可能的系统位置。金钱松与落叶松属不仅形态上接近，而且两属的酶谱距离为 0.17，是属间距离最小的。鉴于落叶松属内酶谱距离为 0，金钱松单独成属为好。银杉的酶谱最接近云杉属(图版 1:图 3)，两者间酶谱大致距离为 0.22。另一方面，从图版 1:图 2:4，5，6 可以看出银杉酶谱正好是雪松和红松酶谱的叠加。因为杂种[10]或双二倍体[3]的酶谱是亲本谱的叠合，说明银杉有可能是雪松和松属某种属间杂交起源的，这仅仅是一种推测，也许是一种偶然的巧合。从表 6 不难看到松科内落叶松亚科是最年轻的，冷杉亚科次之，松亚科最原始。所以抗原资料[20]和本文报道的酶谱资料都支持松科划分为三个亚科[2]。表 5 计算松科各属间平均酶谱距离约为 0.45，说明松科内属的分化可能与松属发生同时或稍迟。

4. 酶谱在植物系统和进化研究中的作用。松科的过氧化物酶进化有分子进化的基本特征：进化速率的稳定性，可以描述进化中时间上的特征；结合化石资料，推测各个分类群之间分歧的大致历史时期；因为酶谱很少发生趋同进化，又是基因相当直接的产物，还可以用来推测各分类群之间的亲缘关系。在研究种的划分时要借助形态和地理分布的资料。因为种的划分主要根据形态特征，而在种的形成中分子进化不起主要作用。例如在古老的松属内，我们不能因红松有不同酶谱的个体而分出几个种。事实上，这些植株形态极为一致，可能属于同一个群体。在落叶松属里，我们也不能因属内各种没有检测到分子变化而归并为一个种，因为该属形态进化很快，各个种又有各自的地理分布。只有那些形态分歧很小，分布区重叠而分类上有争议的种，酶谱就有一定的参考价值。例如云杉属内，各个种的酶谱都有一定程度的分化，至少有一个带不同，而别的一些带强度有差别。唯有青扦和大果青扦，两者酶谱无任何差别(图版 1:图 3:6，7)。鉴于这两者分布区重叠，并且形态上的差别随引种栽培而缩小的情况，我们提议将青扦或大果青扦归并或者设变种。

应该提出，因为植物形态特征是多基因控制的数量性状[10]，形态进化中还涉及调控基因[12,24]及更复杂的变化[17]，因此，在物种形成中起重要作用的形态进化，即形态建成的遗传调节历史是更主要、更复杂、更难研究的进化过程。

参 考 文 献

[1] 中国新生代植物编写组，1978：中国植物化石(第三册)，中国新生代植物，科学出版社，第 81 页。

[2] 郑万钧、傅立国，1978：裸子植物门，中国植物志，科学出版社，第七卷。

[3] 胡志昂，1983：芸苔属 (Brassica) 栽培种过氧化物酶基因的染色体组定位和进化，《植物学集刊》第一集(中国科学院植物研究所)，科学出版社，159—164。

[4] 胡志昂，1981：杨属植物的同工过氧化物酶，植物分类学报 **19**：291—297。

[5] Cherry, L. M. et al, 1978: Frog perspective on the morphological difference between humans and chimpanzees. *Science* **200**: 209—211.

[6] Erdtman, H., 1963: Some aspects of chemotaxonomy. in "Chemical Plant Taxonomy" ed: Swain T. 89—125, Academic Press.

[7] Florin, R., 1963: The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani* **20**: 122—312.

[8] Feret, P. P., 1971: Isoenzyme variation in Picea glauca Voss seedling. *Silvae Genet.* **20**: 46—50.

[9] Feret, P. P. et F. Bergmann, 1976: Gel electrophoresis of proteins and enzymes. in "*Modern Methods in Forest Genetics*" ed: Miksche, J. P. 49—77. Springer-Verlag.

[10] Gottlieb, L. D., 1977: Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **64**: 161—180.

[11] Gottlieb, L. D., 1981: Electrophoretic evidence and plant populations. *Progr. in Phytochem.* **7**: 1—46.

[12] Jacob F. et J. Monod, 1961: Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Mol. Biol.* **3**: 318—356.

[13] Kimura M., 1968: Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* **217**: 624—626.

[14] Kimura M., 1979: The neutral theory of molecular evolution. *Scient. Amer.* **241**: 98—129.

[15] King M. C. et A. C. Wilson, 1975: Evolution at two levels in human and chimpanzee. *Science* **188**: 107—116.

[16] Muhs H. J., 1974: Distinction of douglas-fir provinces using peroxidase isoenzyme patterns of needle. *Silvae Genet.* **23**: 1—3.

[17] Nagl W., 1979: Search for the molecular basis of diversification in phylogenesis and ontogenesis. *Pl. Syst. Evol. suppl* **2**: 3—25.

[18] Nieumann G. J., 1979: Some aspects of chemistry of Pinaceae needles. *Acta Bot. Neerl.* **28**: 73—88.

[19] Nieumann G. J. et H. H. van Genderen, 1980: Chemical relationships between Pinaceae. *Biochem. Syst. Ecol.* **8**: 237—240.

[20] Prager E. M. et al, 1976: Rate of evolution in conifers (Pinaceae). *Evolution* **30**: 637—649.

[21] Rudin D. et K. Lundkvist, 1977: Forest isozyme studies in Umeå Sweden. in "*EEC Symposium on Forest Tree Biochemistry*" p. 133, Brussels-Luxenibourg.

[22] Snyder E. B. et J. M. Hamaker, 1978: Inheritance of peroxidase isozymes in needle of loblolly and longleaf pines. *Silvae Genet.* **27**: 125—128.

[23] Vaughan J. G., 1977: A multidisciplinary study of taxonomy and origin of Brassica crops. *Bioscience* **27**: 35—40.

[24] Wilson A. C. et al., 1977: Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.* **46**: 573—639.

BIOCHEMICAL SYSTEMATICS OF GYMNOSPERMS (I) PEROXIDASES OF PINACEAE

HU ZHI-ANG, WANG HONG-XIN AND YAN LONG-FEI
(Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract

By means of polyacrylamide gel electrophoresis, peroxidases of 59 species and 4 varieties, belonging to ten genera of *Pinaceae*, were analysed. Though intraspecific zymogramatic variation may be observed within a few species, each species possesses its specific zymogram, distinguishable from the others. In order to measure divergence between two taxa, we have defined "zymogram distance" as follows:

$$\text{zymogram distance} = \frac{\text{number of different bands between two taxa}}{\text{total number of bands in the same two taxa}}$$

Similar tendencies are shown among average intergeneric zymogram distances, antigenic distances (Prager et al. 1976), and generic divergence time. Molecular evidences support classical taxonomy of *Pinaceae*. Agreed with the data from *Populus*, the evolutionary rate of plant peroxidase seems stable. The possible contribution of zymogram to investigation of molecular and morphological evolution of plants is discussed.

图版说明（Explanation of Plates）

图版1（Plate 1）

1 松科植物过氧化物酶谱 **1.** Peroxidase zymograms of Pinaceae 1.云南油杉（*Keteleeria evelyniana*）; 2. 铁坚油杉（*K. davidiana*）; 3. 日本冷杉（*Abies firma*）; 4.杉松（*A. holophylla*）; 5.华东黄杉（*Pseudotsuga gaussenii*）; 6.花旗松（*Pseudotsuga menziesii*）; 7.南方铁杉（*Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis*）; 8.银杉（*Cathaya argyrophylla*）; 9.欧洲云杉（*Picea abies*）; 10.川西云杉（*Picea likiangensis* var. *balfouriana*）.

2 松科植物过氧化物酶谱 **2.** Peroxidase zymograms of Pinaceae 1.落叶松（*Larix gmelini*）; 2.金钱松（*Pseudolarix amabilis*）; 3.雪松（*Cedrus deodara*）; 4.北非雪松（*Cedrus atlantica*）; 5.银杉（*Cathaya argyrophylla*）; 6.红松（*Pinus koraiensis*）; 7.新疆五针松（*Pinus sibirica*）; 8.华山松（*Pinusarmandi*）; 9.乔松（*Pinus griffithii*）; 10.日本五针松（*Pinus parviflora*）.

3 云杉属及银杉的酶谱 **3.** Zymograms of genus *Picea* and *Cathaya argyrophylla* 1,12. 欧洲云杉（*Picea abies*）; 2.红皮云杉（*Picea koraiensis*）; 3.白扦（*Picea meyeri*）; 4.青海云杉（*Picea crassifolia*）; 5.雪岭杉（*Picea schrenkiana*）; 6, 14.青扦（*Picea wilsinii*）; 7.大果青扦（*Picea neoveitchii*）; 8.日本云杉（*Picea polita*）; 9.川西云杉（*Picea likiangemsis* var. *balfouriana*）; 10.绿粉云杉（*Picea pungens* var. *glauca*）; 11.云杉属一种（*Picea* sp.）; 12.银杉（*Cathaya argyrophylla*）.

图版2（Plate 2）

1 松属和银杉的酶谱 **1.** Zymograms of *Pinus* and *Cathaya argyrophylla* 1.红松（*Pinus koraiensis*）; 2.新疆五针松（*pinus sibirica*）; 3. 华山松（*Pinus armandi*）; 4. 樟子松（*Pinus sylvestris* var. *mongolica* 5.长白松（*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis*）; 6.黄松（*Pinus massonianax thunbergii*）; 7.黄山松（*Pinus taiwenensis*）; 8.马尾松（*Pinus massoniana*）; 9.银杉（*Cathaya argyrophylla*）; 10.南亚松（*Pinus lateri*）.

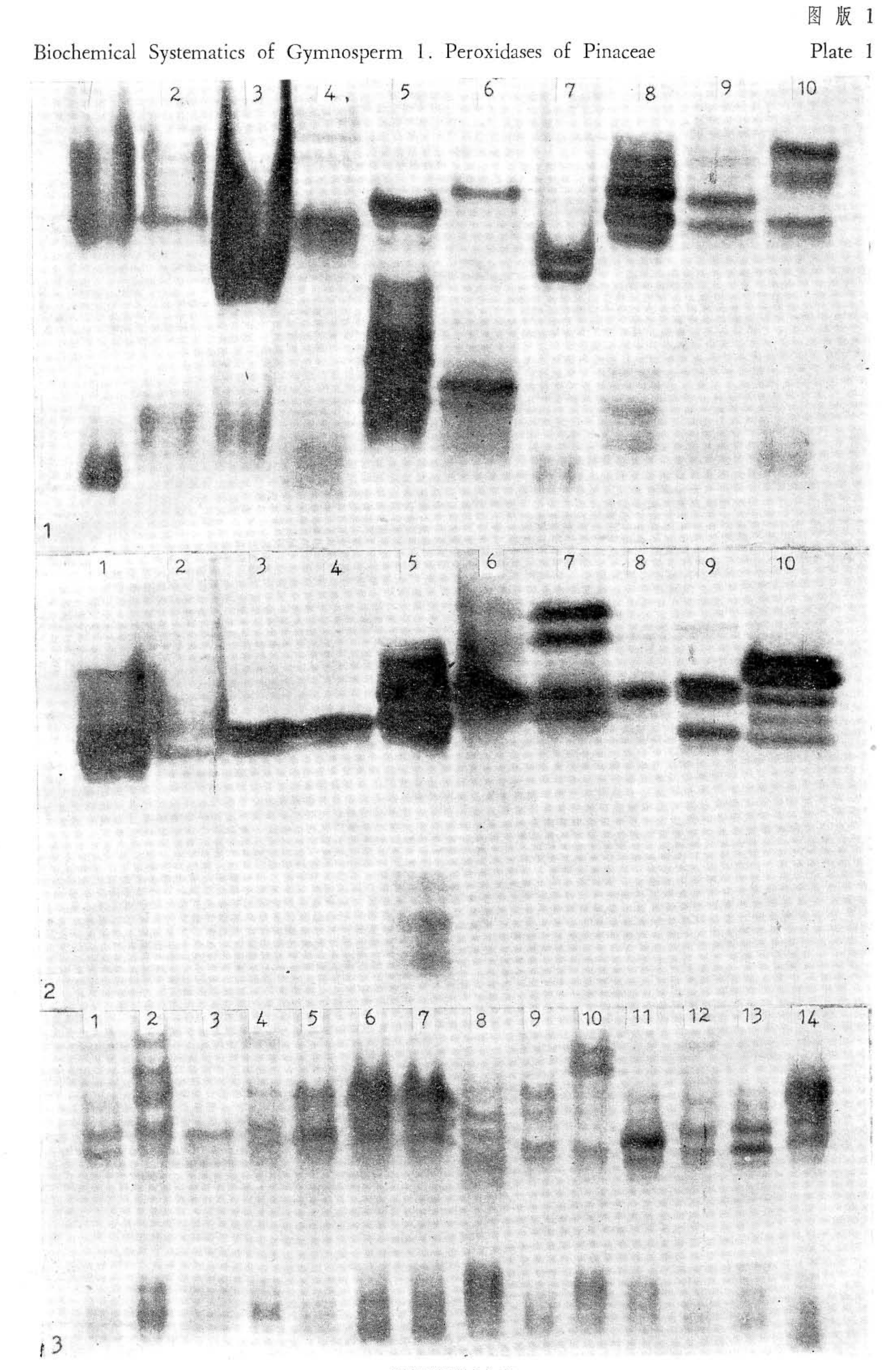
2 落叶松属及某些裸子植物的酶谱 **2.** Zymograms of *Larix* and some other gymnosperms. 1.新疆落叶松（*Larix sibirica*）; 2.华北落叶松（*Larix principis-rupprechtii*）; 3.落叶松（*Larix gmelini*）, 4.黄花落叶松（*Larix olgensis*）; 5.日本落叶松（*Larix kaempferi*）; 6.红杉（*Larix potaninii*）; 7.银杉（*Cathaya argyrophylla*）; 8.鸡毛松（*Podocarpus imbricatus*）; 9.南方红豆杉（*Taxus chinensis* var. *mairei*）; 10.日本冷杉（*Abies firma*）.

3 松属过氧化物酶谱 **3.** Peroxidase zymograms of some *Pinus*. 1.北美乔松（*Pinus strobus*）; 2—4.红松（*Pinus koraiensis*）; 5.乔松（*Pinus griffithii*）; 6.华山松（*Pinus armandi*）; 7.樟子松（*Pinus sylvestris* var. *mongolica*）; 8.赤松（*Pinus densiflora*）; 9.白皮松（*Pinus bungeana*）; 10.油松（*Pinus tabulaeformis*）; 11.黄山松（*Pinus taiwenensis*）; 12.黑松（*Pinus thunbergii*）; 13, 15.西黄松（*Pinus ponderosa*）; 14,16.北美短叶松（*Pinus banksiana*）.

图版 1

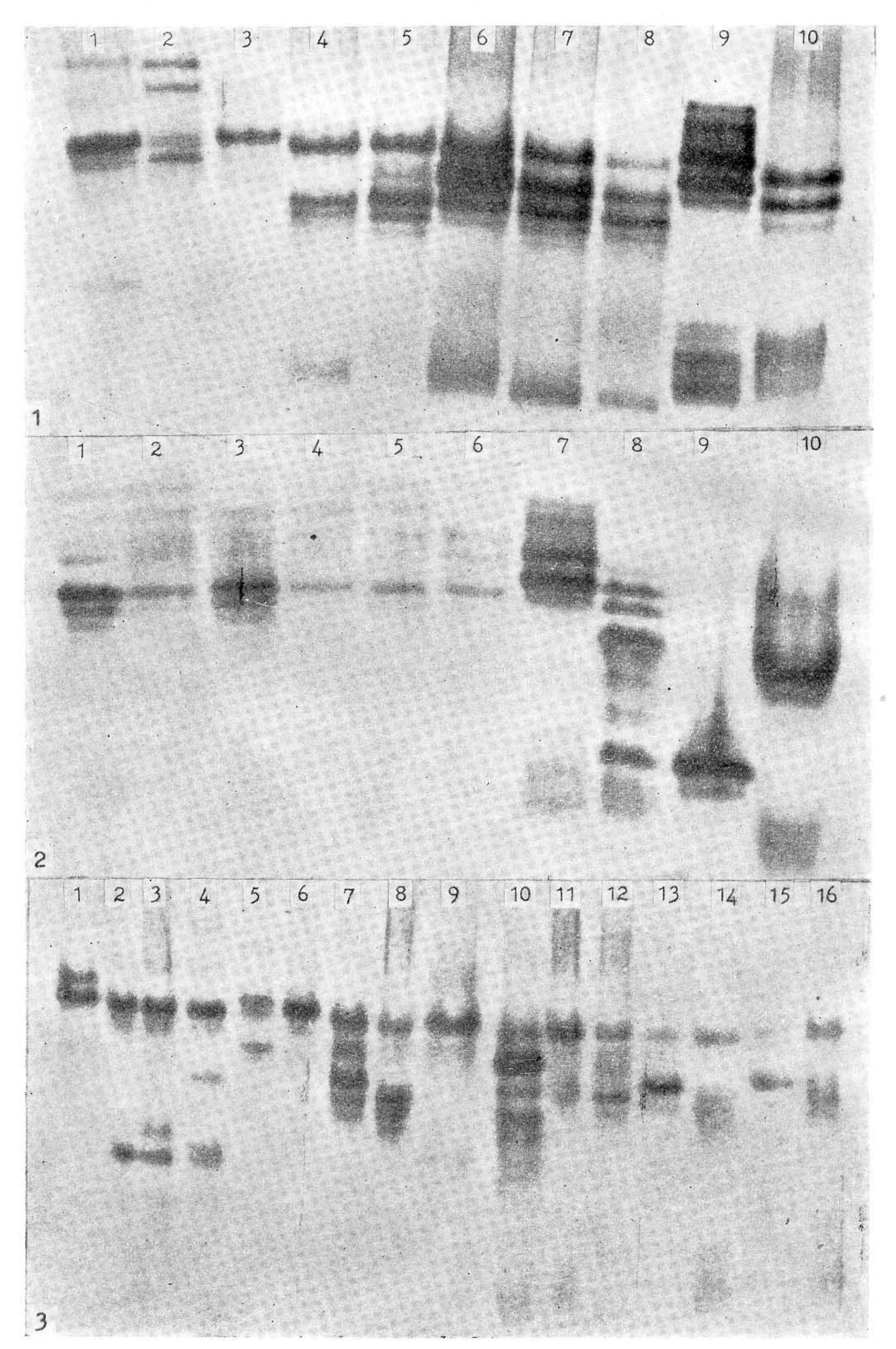
Biochemical Systematics of Gymnosperm 1. Peroxidases of Pinaceae

Plate 1



图版说明见文末

see explantions at the end of the taxt



图版说明见文末

see explantions at the end of the taxt